

# ÉTUDE D'UN MATÉRIEL D'ORIGINE TRIPLE-HYBRIDE

## *Gossypium hirsutum* x *G. arboreum* x *G. raimondii*

### III. — Epistasie, hérédité des principales caractéristiques utiles. Conclusions générales

par

**P.L. LEFORT et J. SCHWENDIMAN \***

#### RÉSUMÉ

Le présent article rapporte l'exploitation, selon le modèle de HAYMAN, des données issues du croisement dialèle entre huit lignées représentatives de la variabilité du matériel. Il fait suite à l'analyse des mêmes données selon GRIFFING, et à l'étude comparative des parents par les méthodes de l'analyse multivariable.

Après une présentation, très pratique, de la méthode de HAYMAN, nous citons les critiques que certains auteurs en ont fait.

Malgré les limites du modèle, et les nombreuses déviations du matériel par rapport aux hypothèses d'HAYMAN, cette analyse apporte des éléments d'information précieux :

— importance, d'une façon générale, des phénomènes d'épistasie. Ils semblent toutefois concerner plus certains caractères ou certaines structures génétiques que d'autres. Ils tendent à renforcer les effets d'additivité. Au contraire, les interactions additivité x additivité et dominance x dominance s'opposent. Les interactions additivité x dominance apparaissent d'effets faibles. L'étude des déviations individuelles donne des indications pour la sélection du type d'épistasie dupliqué, permettant de conserver en  $F_2$  de meilleures performances que le type complémentaire ;

— l'hérédité est souvent médiocre, mais les composantes génétiques sont néanmoins toujours significatives. Leur étude conduit à des conclusions très proches de celles qui ressortaient de l'analyse de GRIFFING ;

— le fonctionnement génétique des caractères étudiés est rarement simple, mais la non conformité elle-même du matériel vis-à-vis des modèles procure des informations utiles ;

— l'estimation, prudente, du potentiel d'amélioration, semble indiquer des possibilités de progrès surtout pour le poids capsulaire, le seed-index, le rendement-fibre et la ténacité.

En définitive, cette étude, réalisée en trois phases, a permis une investigation approfondie et rapide du matériel, et donné les éléments d'établissement du plan de poursuite de son amélioration. Le modèle de HAYMAN, plus parlant, est cependant souvent plus délicat à interpréter que celui de GRIFFING. Les deux méthodes apportent des informations également utiles. L'adjonction à ces deux analyses, maintenant classiques, de l'étude comparative des parents par les méthodes de l'analyse multivariable, s'est révélée très performante.

Les deux premières parties de cette étude, comparaison des lignées de base et analyse en croisement dialèle selon la méthode de GRIFFING (1956), nous avaient permis d'établir un certain nombre d'éléments (LEFORT et SCHWENDIMAN, 1974 a et b).

Les huit lignées représentant ce matériel ont pu être réparties en trois groupes phénotypiques, l'un de type équilibré et adapté aux objectifs de sélection, les deux autres de type extrême mais ayant conservé une plus grande variabilité. L'analyse des

descendances montre que deux d'entre eux semblent bien regrouper des génotypes proches, mais qu'au contraire, le troisième est constitué de deux lignées réalisant des phénotypes assez voisins à partir de génotypes différents.

Ce matériel, issu d'un croisement trispécifique, mais très marqué par les croisements de retour sur l'espèce *Gossypium hirsutum*, constitue un fond génétique plus proche, en définitive, du contexte intraspécifique que du contexte interspécifique.

\* Laboratoire de cytogénétique, I.R.C.T. B.P. 604, Bouaké (Côte d'Ivoire).

Les caractéristiques utiles étudiées présentent entre elles des liaisons nombreuses et intenses au niveau

de leur expression phénotypique. Les plus significatives peuvent être résumées par l'antagonisme entre la productivité et les variables technologiques et, à l'intérieur des variables agronomiques, par l'opposition entre le poids et le nombre des fructifications.

Les niveaux de performances dépendent avant tout de l'équilibre de la balance génétique interne (effets aptitude générale à la combinaison), mais la balance de relation (effets aptitude spécifique à la combinaison) n'est généralement pas négligeable.

Les effets d'inbreeding ramènent, pour la plupart

des caractéristiques, la moyenne générale des croisements F<sub>1</sub> au même niveau que la moyenne des parents.

Le présent article, par l'exploitation des données des croisements diallèles selon la méthode de HAYMAN (1954, 1957, 1958 et 1960) tente de déterminer le rôle de l'épistasie et d'éclaircir, entre ces huit lignées, l'hérédité des principales caractéristiques agronomiques et technologiques. Nous essayerons, enfin, de dégager les conclusions générales de cette étude, en ce qui concerne, d'une part, le matériel, d'autre part, la méthodologie.

## I. — MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les huit parents entrant dans le croisement diallèle constituent un échantillonnage de la variabilité du matériel d'origine trispécifique étudié. La plante de départ, dénommée HAR (*Gossypium hirsutum* var. « Mebane » × *G. arboreum* var. « Nanking » × *G. raimondii*), a été fabriquée à College Station, au Texas. Elle a d'abord subi deux croisements de retour sur l'espèce *G. hirsutum* (Acala 442, puis Acala 1517 C). La descendance de ces croisements fut par la suite stabilisée et diversifiée, notamment par de nouveaux croisements par *G. hirsutum*, à la Station de l'I.R.C.T. de Bouaké (KAMMACHER, 1965).

Le tableau 1 donne les références et l'origine de ces huit lignées, maintenues en collection les unes depuis treize ans, les autres depuis cinq ans.

HAR 444-2, variété actuellement vulgarisée en Côte d'Ivoire, est issue de deux croisements de retour par Acala, puis d'un croisement par la variété Allen de l'espèce *G. hirsutum*.

L'expérience diallèle incluait les croisements directs et réciproques entre parents deux à deux, soit 56 F<sub>1</sub> et 56 F<sub>2</sub>, obtenues par autofécondation de la F<sub>1</sub>. Le dispositif de comparaison au champ était un lattice rectangulaire 7 × 8, répété trois fois. Les parcelles élémentaires de 5 m<sup>2</sup> comprenaient dix plantes, récoltées en mélange.

Quatorze mesures de caractéristiques quantitatives

utiles ont été effectuées, huit d'ordre agronomique et six relatives à la technologie de la fibre :

- Productivité, en kg/ha de coton-graine.
- Hauteur des plantes en cm.
- Précocité de floraison, en nombre de jours nécessaires à l'entrée en floraison de la moitié des individus.
- Nombre de fleurs produites par plante.
- Poids moyen capsulaire en g.
- Seed-index, poids de cent graines, en g.
- Rendement en fibre, rapport de la quantité de fibre à celle de coton-graine, exprimé en pourcentage.
- Longueur de fibre en mm (2,5 % Span Length).
- Uniformity ratio, mesure de l'uniformité en longueur, exprimée en pourcentage.
- Indice micronaire, mesure de la finesse, en microg./inch.
- Ténacité mesurée au Stéломètre, en g/tex.
- Ténacité mesurée au Pressley, exprimée en 1 000 p.s.i.
- Allongement à la rupture, en pourcentage.

L'épistasie a été mesurée et testée selon la méthode du  $\chi^2$  développée par HAYMAN (1957) et qui est une extension du test C de MATHER (1949). Les figures A à M représentent les déviations épistatiques individuelles de chaque croisement en fonction de la dominance apparente.

Tableau 1. — Références et origines des lignées HAR étudiées.

Numéro d'ordre	Références de sélection	Origine	Nombre d'années d'autofécondation
1	L-142-9	HAR × (Acala) <sup>♀</sup> × HAR 444-2	5
2	L-229-29	HAR × (Acala) <sup>♀</sup> × (HAR 444-2) <sup>♀</sup>	5
3	L-231-24	HAR × (Acala) <sup>♀</sup> × (HAR 444-2) <sup>♀</sup>	5
4	L-299-10	HAR × (Acala) <sup>♀</sup> × Allen	5
5	L-129-15	HAR H-73-3 × HAR H-42-8 issus de deux croisements par Acala	5
6	G-180-6	HAR × (Acala) <sup>♀</sup>	13
7	G-181-3	HAR × (Acala) <sup>♀</sup>	13
8	G-193-2	HAR × (Acala) <sup>♀</sup>	13

L'analyse des données selon les schémas de HAYMAN requiert que le matériel satisfasse à certaines conditions restrictives :

- 1 - Homozygotie parentale.
- 2 - Ségrégations mendéliennes diploïdes.
- 3 - Pas d'effets réciproques.
- 4 - Pas de multiallélisme.
- 5 - Pas d'épistasie.
- 6 - Pas de corrélation de gènes ; ils doivent être distribués de façon aléatoire chez les parents. Cette hypothèse est encore dite d'indépendance des parents.

La validité de ces conditions est testée globalement par l'invariance, pour chacune des caractéristiques de la quantité  $Wr_1 - Vr_1$  (HAYMAN, 1954).

Notre analyse incluait la  $F_2$  et autorisait donc le calcul des paramètres du premier et du second degré à partir des tables  $F_1$  et  $F_2$  et des covariances entre ces deux tables (HAYMAN, 1958). Les variances environnementales pour chaque génération  $F_0$ ,  $F_1$  et  $F_2$  sont issues des analyses de variance relatives à chacune de ces générations. Les paramètres statistiques observés ont été corrigés pour ces erreurs environnementales.

Les composantes génétiques ont été estimées par les équations des moindres carrés (HAYMAN, 1958). Les écarts entre paramètres observés et paramètres calculés à partir des composantes génétiques procurent un test de signification pour :

- Les composantes génétiques.
- L'interaction et l'allélisme multiple.
- L'interaction, l'allélisme multiple, l'hétérozygotie parentale et les corrélations de gènes.

Les composantes de la variance génétique et leur interprétation sont les suivantes :

$D$  = composante due aux effets additifs des gènes.

$H_1$  = composante due aux effets non additifs. C'est la moyenne des  $Hr_1$  relatifs à chaque parent. Dans le cas de corrélation de gènes, les quantités  $Hr_1$  révèlent le type de corrélation présente. S'il y a association (gènes d'effets identiques en excès chez le parent  $r$ ), les valeurs maximales de  $Hr_1$  correspondront aux parents complètement dominants ou complètement récessifs, les valeurs minimales aux parents possédant un mélange de gènes dominants et récessifs. Dans le cas de dispersion, c'est le contraire.

$H_2$  = composante due aux effets non additifs, corrigée pour l'éventualité de corrélations entre les gènes. Si la distribution est symétrique,  $H_1 = H_2$ . C'est la moyenne des  $Hr_1$  relatifs à chaque parent. Les plus fortes valeurs de  $Hr_1$  correspondent aux génotypes rares. Les plus faibles aux génotypes communs.

$F$  = composante d'interaction entre les effets additifs et non additifs. C'est la moyenne des  $Fr$ , dont les valeurs les plus élevées correspondent aux parents les plus dominants, les valeurs les plus faibles aux parents les plus récessifs.

$h^2$  = composante due aux effets de dominance globale des loci hétérozygotes.

Nous avons désigné par  $Yr$  le phénotype du parent  $r$ . A partir de cette quantité, des paramètres statistiques et des composantes génétiques, nous avons calculé certaines corrélations :

$(Wr_1 + Vr_1), Yr$  = indique le sens de la dominance en  $F_1$ . Les figures 1 bis à 18 bis en donnent la représentation graphique.

$(Wr_2 + Vr_2), Yr$  = indique le sens de la dominance en  $F_2$ .

$Wr_1, Vr_1$  et  $Wr_2, Vr_2$  = la répartition des points sur ces droites révèle la proportion de gènes dominants et récessifs chez chaque parent. La position de la droite  $F_1$  indique le degré moyen de dominance du caractère sur l'ensemble des parents. Son intersection avec la parabole  $Wr_1^2 = Vo \times Vr_1$  permet d'apprécier l'amplitude entre le parent théorique possédant tous les récessifs et le parent théorique possédant tous les dominants. Les figures 1 à 18 donnent la représentation graphique de  $Wr_1$  en fonction de  $Vr_1$ .

$Yr, Fr$  = indique le sens de la dominance, compte tenu de la  $F_1$  et de la  $F_2$ .

$Yr, Hr_1$  = indique la fréquence des allèles d'effets positifs et négatifs. Si la corrélation est positive, les allèles positifs sont plus communs que les allèles négatifs, et inversement.

$Hr_1, Fr$  = si la corrélation est positive, les allèles rares seront les allèles dominants, et inversement.

Enfin, à partir des composantes génétiques, un certain nombre de quantités sont calculées :

$d = \sqrt{\frac{H_1}{D}}$ , mesure pondérée du degré moyen de dominance à chaque locus. On peut encore l'estimer

$$\text{par } d' = \frac{Vr_1 - E}{\frac{E}{Wr_1 - n}}$$

$\Delta = H_2 - H_1$  indique s'il y a asymétrie dans la distribution des allèles.

$u \times v = \frac{H_2}{4H_1}$ , estimation de la fréquence moyenne des allèles négatifs par rapport aux allèles positifs chez les loci montrant de la dominance. Sa valeur

maximale doit être 0,25 lorsque 
$$\frac{K_D}{K_R} = \frac{\sqrt{4DH_1} + F}{\sqrt{4DH_1} - F}$$
,  
rapport du nombre de gènes dominants au nombre de gènes récessifs sur l'ensemble des parents.

$h$   
 $k = \frac{h}{H_2}$ , nombre de gènes contrôlant un caractère, exhibant un certain degré de dominance. Estimation selon MATHER (1949) de la plus petite unité de

matériel héréditaire décelable par les méthodes de la génétique biométrique.

$$\frac{D/4}{1/4 (D + H_1 - F) + E}$$
 = héritabilité en  $F_1$ , c'est la part génétique additive et (ou) additive  $\times$  additive de la variance moyenne des lignées.

$$\frac{D/4}{(D/4 + H_1/16 - F/8) + E}$$
 = héritabilité en  $F_2$ .

## II. — CRITIQUE DE LA MÉTHODE ET DE LA VALIDITÉ A PRIORI DES HYPOTHÈSES DANS NOTRE MATÉRIEL

L'extrême simplification du modèle, devant la complexité du fonctionnement d'un caractère quantitatif, limite l'efficacité de la méthode d'investigation. De fait, plusieurs auteurs en ont fait la critique. NEDLER (1953) conteste le fait d'exécuter les calculs à partir de la moyenne des résultats de plusieurs répétitions, dont les variances résiduelles peuvent être hétérogènes et corrélées, ce qui invalide l'estimation des composantes génétiques par les équations des moindres carrés. JINKS (1954) montre que le test  $W_1-V_1$  ne décèle pas toujours la présence d'épistasie. CRUMPACKER et ALLARD (1962) notent que, dans le cas d'un caractère à faible héritabilité, l'interprétation de l'analyse diallelle est douteuse. MATHER (1967) fait remarquer qu'un résultat apparemment clair, peut provenir des effets de compensation du défaut de plusieurs hypothèses. JANA (1971 et 1972), à partir d'expériences de simulation, établit que la méthode des moindres carrés, pour séparer la variance génotypique en ses composantes, maximise l'importance des effets additifs des gènes et minimise la contribution de la dominance et encore plus de l'épistasie, même dans le cas de deux ou trois loci. Enfin, HAYMAN (1954) indique lui-même un certain nombre de biais affectant les composantes génétiques, ainsi que les quantités qui en découlent.  $H_1/D$  et  $H_1/4H_1$  sont ainsi pondérés en faveur des gènes dont les deux allèles sont représentés de façon égale chez les parents, de même qu'en faveur des gènes ou blocs de gènes étroitement liés, d'effets importants. Les interactions non alléliques invalident  $\sqrt{(H_1/D)}$  comme estimation du degré moyen de dominance, plus que les défauts d'hypothèses comme le multiallélisme ou les corrélations de gènes. Les valeurs de  $k$  sont sous-estimées, sauf si les effets de dominance de tous les gènes sont égaux en importance et en signe, et la distribution des gènes non corrélée. La valeur de  $F$  sera pondérée, si les effets de dominance sont inégaux, en faveur des gènes exprimant la dominance la plus grande.

En ce qui concerne la conformité du matériel végétal étudié aux hypothèses restrictives, nous pouvons faire, *a priori*, certaines remarques :

1 - Homozygotie parentale : les lignées ont, les unes cinq, les autres treize années d'autofécondation

et présentent une bonne homogénéité phénotypique intra-lignée. C'est ce qui ressortait de l'analyse comparative des parents (LEFORT et SCHWENDIMAN, 1974a). Cependant, de nombreux travaux récents d'ALLARD et de ses collaborateurs mettent en évidence un fort résidu d'hétérozygotie chez plusieurs espèces, même après de nombreux cycles d'auto-fécondation (PANDEY, 1974).

2 - Ségrégations diploïdes : on observe toujours, chez les cotonniers cultivés tétraploïdes, 26 bivalents à la méiose. L'hérédité des caractères qualitatifs est généralement mendélienne. Cependant, dans le contexte interspécifique, on trouve fréquemment des ségrégations anormales.

3 - Effets réciproques : les analyses exposées dans notre précédent article (LEFORT et SCHWENDIMAN, 1974b) montrent que les effets réciproques ne sont significatifs que pour la précocité de floraison, le rendement-fibre et la ténacité mesurée au stélomètre.

4 - Multiallélisme : des analyses récentes montrent que le multiallélisme est, d'une façon générale, une donnée importante en génétique des végétaux supérieurs (DEMARLY, 1972) ; il doit l'être, *a fortiori*, dans un matériel d'origine trispécifique. Le test d'allélisme multiple, couplé avec celui de l'interaction (tabl. 4) est significatif pour la hauteur, le poids capsulaire, le rendement-fibre, la longueur, le micronaire et l'allongement.

5 - Corrélations de gènes : il y en a certainement du fait des pressions de sélection déjà subies par ces lignées. Le test (tabl. 4) n'est cependant significatif que dans le seul cas de la productivité.

6 - Épistasie : nous allons l'étudier dans le chapitre suivant.

Ainsi, les limites du modèle théorique, d'une part, les défauts d'hypothèses de notre matériel, d'autre part, nous inciteront à une certaine réserve dans l'interprétation des résultats. Un certain nombre de faits pouvant être étudiés par plusieurs voies, nous ne les considérerons comme établis que si la plupart des observations et des tests mènent à des conclusions identiques.

## III. — RÉSULTATS ET DISCUSSION

## 1. Les effets croisement

Nous avons vu dans la précédente publication (LEFORT et SCHWENDIMAN, 1974 b) que le caractère « uniformity ratio » ne présentait d'effet croisement pour aucune des générations, et ne pouvait donc faire l'objet des analyses. Toutes les autres caractéristiques, excepté la productivité en  $F_1$ , présentent des effets croisement significatifs pour chaque génération.

## 2. L'épistasie

Les calculs que nous avons faits permettent d'aborder son étude par plusieurs voies :

— A partir du  $\chi^2$  de HAYMAN (tabl. 2).

— A partir de la signification du terme d'interaction (couplé avec l'allélisme multiple) dans l'analyse de variance des paramètres statistiques du second degré (tabl. 4).

— A partir des valeurs des composantes  $Fr$  et de leur moyenne  $F$ , représentant plus particulièrement les interactions entre effets additifs et non additifs (tabl. 5).

— Enfin, à partir du test d'invariance de  $Wr-Vr_1$  (tabl. 6).

Le test du  $\chi^2$  n'est pas significatif pour le seed-index et la ténacité-stélomètre. Il l'est à 5% pour le poids capsulaire, à 1% pour la ténacité-Pressley, à 1% pour tous les autres caractères. Le tableau 3 montre cependant que les déviations individuelles sont rares.

Tableau 2. — Analyse des  $\chi^2$  d'épistasie.

	Bloc 1	Bloc 2	Bloc 3	$\Sigma$ 3 blocs	Epistasie	Hétérogénéité
Degrés de liberté .....	28	28	28	84	28	56
Productivité .....	26,2	46,8*	103,9***	176,8	79,1***	97,7***
Hauteur .....	51,0**	43,4*	57,7***	152,2	66,0***	86,2**
Précocité .....	10,2	35,0	340,6***	385,7	186,1***	199,7***
Nombre de fleurs .....	22,9	61,9***	93,5**	178,4	72,9***	105,4***
Nombre de capsules .....	31,5	55,2**	90,1***	176,9	91,9***	85,0**
Poids capsulaire .....	30,4	33,8	61,6***	125,8	45,7*	80,1*
Seed-index .....	50,7**	34,6	41,3*	126,6	32,2	94,4***
Rdt-fibre .....	81,7***	59,5***	54,3**	195,5	111,0***	84,5**
Longueur .....	47,9*	29,7	63,8***	141,4	74,4***	67,1
Micronaire .....	52,6**	31,3	56,7**	140,7	62,6***	78,0*
Ténacité } Stélomètre .....	28,3	38,7	34,4	101,4	41,1	60,3
} Pressley .....	30,3	20,6	69,7***	120,7	53,5**	67,2
Allongement .....	64,3***	109,0***	21,4	194,7	106,5***	28,3***

\*, \*\* et \*\*\* signification du  $\chi^2$  à  $P = 0,05$ ,  $P = 0,01$  et  $P = 0,001$  respectivement.

Tableau 3. — Déviations épistatiques individuelles chez les parents et dans les croisements.

Caractères	Parents épistatiques Déviation		Croisements épistatiques Déviation	
	positive	négative	positive	négative
Productivité .....	7, 8, 5			57
Hauteur .....			15	
Précocité .....	6, 7, 8, 5, 4, 3			67, 57, 48, 36, 27, 68
Nombre de fleurs .....	7			27
Nombre de capsules .....	7, 8, 6			27
Rdt-fibre .....	1			25, 13, 16, 68
Ténacité Pressley .....				36
Allongement .....			48, 57	28



Tableau 4. — Analyse de la variance des paramètres statistiques du second degré.

Caractères	Déviations obs-calculés	Composantes génétiques	Interaction- allélisme multiple	Interaction-allélisme multiple-hétérozygotie parentale-corrélation de gènes
Degrés de liberté	53	18	46	7
Productivité	0,330**	6,377**	0,405**	0,221**
Hauteur	0,011**	0,063**	0,003**	0,002
Précocité	0,002	0,032**	0,002	0,001
Nombre fleurs	0,006	0,107**	0,006	0,002
Nombre capsules	0,001	0,016**	0,001	0,001
Poids capsulaire	0,006*	0,516**	0,007**	0,000
Seed-index	0,001	0,002**	0,000	0,000
Rdt-fibre	0,164**	13,599**	0,134**	0,029
Longueur	0,012**	0,004**	0,001*	0,000
Micronaire	0,005**	0,243**	0,006**	0,000
Ténacité / Stéromètre	0,568*	20,038**	0,630	0,163
Pressley	0,339**	8,277**	0,391	0,000
Allongement	0,002	0,010**	0,002**	0,000

Il ressort du tableau 4 que le terme d'interaction et allélisme multiple est significatif pour la hauteur, le poids capsulaire, le rendement-fibre, la longueur, le micronaire et l'allongement; ce test indique donc, en principe, que les interactions non alléliques ne sont pas significatives chez les autres caractères.

Les valeurs moyennes de la composante F ne sont significatives que pour la productivité et le nombre de fleurs, indiquant pour ces deux caractères des interactions entre les effets additifs et non additifs.

Le tableau 6 montre que la déviation des quantités  $W_n - V_n$  n'est significative que pour le caractère hauteur.

Compte tenu de ces quatre sources d'information concernant les phénomènes d'épistasie, on peut dire, en définitive, que le seed-index surtout, puis la ténacité, enfin le poids capsulaire sont peu concernés par les interactions non alléliques; tous les autres caractères le sont, au contraire, à des degrés divers, particulièrement le rendement-fibre et l'allongement.

Les interactions entre effets additifs et non additifs n'apparaissent importants que dans le cas de la productivité et dans le cas du nombre de fleurs, l'épistasie chez les autres caractéristiques doit être essentiellement du type additivité  $\times$  additivité et (ou) dominance  $\times$  dominance.

Les parents 7 et 8 sont nettement les plus significativement épistatiques, et sont également impliqués, plus fréquemment que les autres, dans les croisements montrant de l'épistasie (tabl. 3). Vient ensuite les parents 5 et 6. Ainsi, ces phénomènes d'interaction semblent-ils concerner plus particulièrement certaines structures génétiques.

Il apparaît aussi que les déviations épistatiques sont généralement positives chez les parents et négatives dans les croisements; or, chez les parents, ne

peuvent se manifester que des interactions du type additivité  $\times$  additivité; elles seraient donc, en général, d'effets positifs, contrairement à la résultante des quatre types d'interaction pouvant se manifester dans les croisements (additivité  $\times$  additivité, cis et trans, additivité  $\times$  dominance et dominance  $\times$  dominance).

Les effets d'interaction peuvent être, à l'égal de l'action des gènes de type dupliqué (ségrégation 15:1 en  $F_2$ ) ou de type complémentaire (9:7). Dans le cas d'épistasie dupliquée, les interactions tendront à maintenir la moyenne de la population  $F_2$  au même niveau que celle de la population  $F_1$ , toutes les deux différant de la moyenne de la population parentale. Dans le cas d'épistasie complémentaire, la moyenne de la  $F_2$  sera sensiblement inférieure à celle de la  $F_1$ , et à peu près égale au parent moyen.

Partant de ceci, la détermination du type d'épistasie, dupliquée ou complémentaire, apparaît d'un grand intérêt pratique. On cherchera, en effet, à utiliser les interactions dupliquées qui permettent de conserver le niveau des performances de la  $F_1$  à la  $F_2$ .

HAYMAN (1957) représente les déviations épistatiques individuelles de chaque croisement en fonction de la dominance apparente. Sur ces graphiques, les points situés dans les quadrans 1 et 3 (abscisses et ordonnées de même signe) correspondent au type dupliqué, les points des quadrans 2 et 4 (abscisses et ordonnées de signes inverses) au type complémentaire. Par ailleurs, MATHER (1967) fait observer que, dans le cas d'épistasie complémentaire, la droite portant les points  $W_n$ ,  $V_n$  tend à devenir concave vers le haut; dans le cas d'épistasie dupliquée, elle devient concave vers le bas (la distorsion, dans ce second cas, étant beaucoup moins sensible).

Les figures A à M représentent les déviations épistatiques en fonction de la dominance apparente. Elles montrent que, pour un caractère donné, la

Tableau 5. — Composantes génériques.

Caractères	Blocs	D	F	H <sub>1</sub>	H <sub>2</sub>
Productivité	1	1,06*	0,22	2,35*	2,40**
	2	1,40**	1,59	4,28**	3,76**
	3	4,40**	8,25**	10,38**	5,93**
Hauteur	1	1,47**	0,07	0,98**	0,83**
	2	0,84**	— 0,40	1,30**	1,15**
	3	1,61**	0,49	1,06**	1,27**
Précocité	1	0,03	— 0,00	0,01	0,01
	2	0,02	— 0,02	0,01	0,01
	3	0,07*	0,06	0,12**	0,10**
Nombre fleurs	1	0,12	0,02	0,25*	0,17*
	2	0,23**	— 0,00	0,31*	0,21**
	3	0,67**	1,12**	1,37**	0,66**
Nombre capsules	1	1,58	— 6,90	6,42	9,10**
	2	0,61	— 12,46	32,20**	33,59**
	3	14,05**	24,22**	40,12**	21,51**
Poids capsulaire	1	0,59**	— 0,29	— 0,03	0,18*
	2	0,49**	0,12	0,66**	0,52**
	3	0,53**	— 0,15	0,25	0,29**
Seed-index	1	0,04	— 0,55**	0,43**	0,79**
	2	0,45**	0,30	0,92**	0,85**
	3	0,09	— 0,12	0,91**	0,71**
Rdt-fibre	1	3,17**	— 1,17	1,11	1,01*
	2	3,74**	0,27	0,73	0,94*
	3	3,47**	— 0,63	0,86	1,54**
Longueur	1	0,24	— 0,40	1,43**	1,49**
	2	1,06**	— 0,17	1,23**	1,93**
	3	0,68**	— 0,54	0,89**	1,34**
Micronaire	1	6,97**	— 3,56	— 5,65	— 0,32
	2	14,25**	3,02	17,23**	13,00**
	3	22,57**	14,13**	14,79**	8,27**
Ténacité	Stélomètre	1	1,59*	0,77	2,17**
		2	0,87	3,78**	6,01**
		3	3,92**	3,44**	5,17**
	Pressley	1	2,40**	2,21*	1,69**
		2	1,47**	1,30	1,48**
		3	5,34**	3,70**	3,00**
Allongement	1	0,48	0,01	0,77	0,44
	2	0,84**	— 1,18	0,60	1,19**
	3	0,90**	0,42	0,10	0,13

population de croisements n'est jamais d'un seul type; cependant, la productivité, le nombre de fleurs, le rendement-fibre et, dans une moindre mesure la hauteur, sont plutôt du type complémentaire, alors que la ténacité, le micronaire, la précocité et, moins nettement, le seed-index, sont plutôt du type dupliqué. La longueur, l'allongement, le nombre de capsules et le poids capsulaire sont intermédiaires.

Si l'on se réfère aux différences observées entre les moyennes des générations F<sub>1</sub>, F<sub>2</sub> et F<sub>3</sub> (tabl. 3 de la publication précédente, LEFORT et SCHWENDIMAN, 1974 b), on voit qu'elles corroborent bien les types

d'épistasie révélés par les graphiques, sauf dans les cas de la hauteur, de la ténacité et de l'allongement.

Les graphes W<sub>n</sub>, V<sub>n</sub> (fig. 1 à 18) semblent également vérifier ces observations dans les cas de la productivité et du nombre de fleurs (concavité vers le haut) ainsi que dans celui du micronaire (concavité vers le bas).

L'observation individuelle de la position des points correspondant à chaque croisement sur les figures A à M montre que certains se situent plus fréquemment dans les quadrans dupliqués; c'est le cas des croisements 12, 26, 46, 78, 13, 34 et 58.

Tableau 6. — Analyses de variance  $W_{r_1}V_{r_1}$  et  $W_{r_2}V_{r_2}$ .

Caractères	$W_{r_1}V_{r_1}$			$W_{r_2}V_{r_2}$		
	Déviation	Répétitions	Résidu	Déviation	Répétitions	Résidu
	7	2	14	7	2	14
Degrés de liberté .....	7	2	14	7	2	14
Productivité .....	1,801	2,542	0,833	0,289	3,347*	0,395
Hauteur .....	0,033*	0,067**	0,010	0,011	0,009	0,005
Précocité .....	0,008	0,017	0,008	0,008	0,239**	0,003
Nombre fleurs .....	0,020	0,055*	0,010	0,006	0,037*	0,007
Nombre capsules .....	0,004	0,008	0,003	* 0,002	0,012*	0,002
Poids capsulaire .....	0,007	0,082**	0,003	0,012	0,047*	0,010
Seed-index .....	0,003	0,004	0,002	0,001	0,005	0,002
Rdt-fibre .....	0,344	0,085	0,233	0,234	0,995*	0,215
Longueur .....	0,000	0,004	0,002	0,007*	0,019	0,002
Micronaire .....	0,001	0,040**	0,004	0,011*	0,013*	0,002
Ténacité Stélomètre .....	1,337	2,552	2,368	0,582	0,108	0,397
Ténacité Pressley .....	0,001	0,009*	0,002	0,009	0,019	0,007
Allongement .....	0,002	0,009*	0,002	0,002	0,011**	0,001

### 3. Fonctionnement génétique des caractéristiques

L'invariance des quantités  $W_{r_1}V_{r_1}$  (tabl. 6), excepté pour le caractère hauteur, autorise à considérer, malgré ce que nous venons de voir sur l'importance de l'épistasie, que les hypothèses de départ sont globalement respectées. La quantité  $W_{r_2}V_{r_2}$  est significativement hétérogène entre les lignées pour la longueur de fibre et le micronaire.

Les composantes génétiques sont dans tous les cas significatives à  $P = 0,01$  (tabl. 4). La composante D représentant l'additivité est toujours significative, ses valeurs calculées sur chaque bloc apparaissent particulièrement variables pour le nombre de capsules et le seed-index, particulièrement constantes pour le poids capsulaire et le rendement-fibre

(tabl. 5). La composante H, représentant les effets non additifs est également significative, sauf pour la précocité, le rendement-fibre et l'allongement; ses valeurs calculées sur chaque bloc sont très variables pour le poids capsulaire et la précocité. Enfin, la composante d'interaction F n'est significative que pour la productivité et le nombre de fleurs. Ses valeurs calculées sur chaque bloc sont généralement très variables, beaucoup plus que dans le cas des deux composantes précédentes.

Le degré moyen de dominance, nous l'avons vu, peut être exprimé par  $(H/D)^{1/2}$  ou par  $(V_{r_2}E)/(W_{r_2}(E/n))$ . Les estimations moyennes obtenues dans les deux cas sont très proches et permettent de classer les caractères par ordre de dominance décroissante (nous rappelons également la valeur du rapport AGC/ASC):

	$(H/D)^{1/2}$				$(V_{r_2}E)/(W_{r_2}(E/n))$				AGC/ASC
	Bloc 1	Bloc 2	Bloc 3	$\bar{m}$	Bloc 1	Bloc 2	Bloc 3	$\bar{m}$	
Nombre de capsules ....	2,01	7,26	1,69	2,20	1,43	2,29	5,03	2,34	3
Productivité .....	1,49	1,75	1,54	1,57	1,55	2,28	4,26	2,43	1
Seed-index .....	3,15	1,43	3,18	1,97	1,39	1,59	2,43	1,77	4
Nombre de fleurs .....	1,46	1,17	1,47	1,39	1,56	1,19	3,02	1,79	5
Longueur .....	2,44	1,07	1,14	1,34	1,95	0,95	1,07	1,19	7
Ténacité stélomètre .....	0,69	2,08	0,94	1,12	0,68	1,34	0,90	1,03	9
Précocité .....	0,62	0,88	1,27	1,07	—	—	—	0,94	15
Hauteur .....	0,82	1,24	0,81	0,92	0,75	1,16	0,65	0,85	21
Ténacité Pressley .....	0,96	0,94	0,83	0,88	0,86	0,99	0,34	0,71	6
Allongement .....	1,27	0,85	0,33	0,82	1,16	0,82	—	0,72	36
Poids capsulaire .....	0,25	1,16	0,69	0,74	0,37	1,18	0,76	0,76	17
Micronaire .....	0,90	1,10	0,81	0,77	—	1,12	0,65	0,68	15
Rdt-fibre .....	0,59	0,44	0,50	0,51	0,58	0,29	0,58	0,51	53



Cinq caractères sont donc nettement superdominants : la productivité, les nombres de fleurs et de capsules, le seed-index et la longueur. Les autres sont proches de la dominance stricte ou intermédiaires.

Les écarts entre la répartition des gènes dominants et récessifs (tabl. 7) ne sont jamais significatifs ; cependant, la productivité, le nombre de fleurs et le nombre de capsules semblent posséder, sur l'ensemble des parents, un excédent de dominants.

Les valeurs de  $k$  sont difficiles à interpréter, la productivité et le poids capsulaire surtout, puis la

longueur, le seed-index et le nombre de fleurs présentent les valeurs les plus fortes : ce sont des caractères, sauf le poids capsulaire, qui montrent un fort degré de dominance.

L'héritabilité, calculée comme la part génétique additive et (ou) additive  $\times$  additive de la variance moyenne des lignées, est, bien entendu, plus faible pour les caractères qui expriment un fort degré de dominance que pour les autres. Cependant, parmi les premiers, le nombre de fleurs montre une assez bonne héritabilité ; à l'inverse, la ténacité mesurée au stélomètre, malgré un degré de dominance proche de 1, montre une mauvaise héritabilité.

Tableau 7. — Interprétation des composantes génétiques.

Caractères	Blocs	$\Delta$	$u \times v$	$K_D/K_R$	$k$	Héritabilité $F_1$ $F_2$
Productivité .....	1	— 0,05	0,25	1,15	4,60	0,29 0,53
	2	0,52 / 1,64	0,22 / 0,18	1,96 / 2,74	3,55 / 3,72	
	3	4,45**	0,14	4,14	3,62	
Hauteur .....	1	0,15	0,21	1,06	0,07	0,45 0,61
	2	0,15 / 0,03	0,22 / 0,24	0,68 / 1,04	1,98 / 0,06	
	3	— 0,21	0,30	1,46	0,06	
Précocité .....	1	0,00	0,18	0,92	0,47	0,44 0,70
	2	0,00 / 0,01	0,20 / 0,20	0,27 / 1,37	0,04 / 0,03	
	3	0,02	0,21	2,03	0,18	
Nombre fleurs .....	1	0,03	0,17	1,15	0,74	0,37 0,51
	2	0,09 / 0,29	0,17 / 0,14	0,99 / 2,38	1,42 / 1,19	
	3	0,71**	0,12	3,85	1,19	
Nombre capsules .....	1	— 2,68	0,35	0,04	0,10	0,11 0,22
	2	— 1,39 / 4,84	0,26 / 0,20	0,17 / 1,14	0,29 / 0,45	
	3	18,61*	0,13	3,08	0,45	
Poids capsulaire .....	1	— 0,21	1,21	0,00	6,53	0,46 0,57
	2	0,14 / —0,04	0,20 / 0,23	1,25 / 0,76	2,94 / 2,77	
	3	— 0,03	0,28	0,65	2,77	
Seed-index .....	1	— 0,36	0,45	0,33	2,38	0,14 0,23
	2	0,07 / —0,02	0,23 / 0,26	1,62 / 0,72	1,37 / 0,63	
	3	0,20	0,19	0,65	0,63	
Rendement fibre .....	1	0,09	0,23	0,52	0,03	0,57 0,66
	2	— 0,20 / —0,26	0,32 / 0,32	1,18 / 0,75	0,11 / 0,02	
	3	— 0,69	0,45	0,69	0,02	
Longueur .....	1	0,00	0,25	0,49	1,86	0,24 0,35
	2	0,01 / 0,00	0,39 / 0,33	0,86 / 0,65	1,57 / 1,18	
	3	0,00	0,38	0,49	1,18	
Micronaire .....	1	— 5,33	0,01	0,56	5,61	0,52 0,50
	2	4,23 / 1,81	0,19 / 0,20	1,21 / 1,50	0,08 / 0,23	
	3	6,52	0,14	2,26	0,23	
Ténacité	Stélomètre ..	— 1,40	0,70	0,44	0,42	0,21 0,30
		— 2,23 / —1,79	0,40 / 0,42	0,11 / 0,29	0,11 / 0,56	
		— 1,73	0,37	0,48	0,56	
	Pressley .....	0,52	0,19	3,28	0,07	0,59 0,63
		— 0,18 / 0,34	0,28 / 0,21	0,89 / 2,26	0,14 / 0,01	
		0,70	0,20	2,63	0,01	
Allongement .....	1	0,33	0,14	1,03	0,16	0,35 0,45
	2	— 0,59 / —0,09	0,49 / 0,30	0,09 / 0,66	0,06 / 0,05	
	3	0,33	0,33	5,60	2,24	

Les corrélations données par le tableau 8 indiquent que la dominance est significativement unidirectionnelle pour la productivité et la longueur (gènes dominants ayant un effet positif), ainsi que pour la ténacité (gènes dominants ayant pour cette caractéristique des effets négatifs).

Le poids capsulaire, le seed-index, le nombre de fleurs, le micronaire et la hauteur montrent une tendance à la dominance pour les effets positifs des gènes, mais certaines lignées introduisent des perturbations dues soit à de l'épistasie, soit au fait qu'elles apportent certains gènes dominants d'effets négatifs. Ceci est net dans le cas du nombre de capsules, où l'hérédité est très claire entre les lignées 1, 2, 3, 4 et 5 (fig. 5), l'introduction des parents épistatiques 6, 7 et 8 venant inverser le sens de la dominance (fig. 4).

Pour le nombre de fleurs (fig. 6), la lignée 7 épistatique et les lignées 2 et 4 introduisent des perturbations ; pour le seed-index (fig. 11 et 12), ce sont les lignées 6 et 8.

Dans le cas du micronaire, les lignées semblent se répartir en deux groupes parallèles (fig. 15), les performances du groupe 4, 5, 2, 3 étant toutes supérieures à celles du groupe 6, 1, 3, 7 à égalité de dominance des génotypes.

Pour le poids capsulaire, les lignées 1, 4, 7 et 8 les plus dominantes présentent cependant des phénotypes faibles (fig. 9 et 10).

La précocité (fig. 3 et 3 bis) semble dominante pour les effets négatifs des gènes, mais son hérédité n'est pas claire ; il semble que tous les parents aient, en ce qui concerne le contrôle de ce caractère, des structures génétiques assez voisines. Le rendement-fibre apparaît également (fig. 13) plutôt dominant pour les effets négatifs des gènes.

Pour l'allongement, seule la lignée 8 montre un phénotype significativement différent des autres, elle paraît introduire des gènes dominants que les autres lignées ne possèdent pas (fig. 18).

En ce qui concerne la hauteur (fig. 7 et 8), il apparaît surtout une hétérogénéité importante pour le degré de dominance, faible pour les parents 7, 4 et 3, de l'ordre de la dominance stricte pour les autres. La dominance, nous l'avons vu, tend vers les effets positifs des gènes ; cependant, la lignée 7, très dominante, est de petite taille. On peut remarquer, par ailleurs, que la hauteur est généralement corrélée positivement avec la production ; or, cette lignée 7, bien que de petite taille, est également productive. On peut ainsi penser que ce parent possède des gènes dominants de petite taille n'intervenant pas, contrairement à ce qui se passe chez les autres parents, défavorablement sur la productivité.

Les lignées qui introduisent les perturbations au niveau de l'hérédité globale ne sont ainsi jamais les mêmes pour les différents caractères ; cependant, la lignée 7, souvent épistatique, présente fréquemment un comportement peu conforme pour les caractéristiques agronomiques. Il en va de même, quoique dans une moindre mesure, de la lignée 4.

L'évaluation du potentiel d'amélioration de chaque caractéristique peut être faite en considérant la position des points  $W_R$ ,  $V_R$  sur les figures 1 à 18, par rapport à celle des parents théoriques entièrement dominants ou entièrement récessifs (intersection de la droite avec la parabole. Il en ressort que la productivité apparaît proche de ses limites dans le matériel, et qu'en conséquence, l'amélioration de ce caractère ne puisse se poursuivre que par l'introduction de gènes nouveaux. Pour les nombres de fleurs et de capsules, les lignées 6, 7 et 8 semblent apporter des possibilités nouvelles par rapport à 1, 2, 3, 4 et 5 mais, là encore, sommes-nous peut-être assez proches des limites de notre matériel.

Au contraire, le poids capsulaire et le seed-index seraient susceptibles d'améliorations importantes. En ce qui concerne la hauteur, l'utilisation de la lignée 7 offre des possibilités d'obtenir les petits cotonniers que l'on recherche actuellement. Rendement-fibre et, dans une moindre mesure, ténacité, semblent présenter un certain potentiel d'amélioration. A l'inverse, la longueur et le micronaire apparaissent peu susceptibles de progrès importants. Enfin, il est difficile d'évaluer ce potentiel pour l'allongement, mais l'utilisation des gènes dominants apportés par la lignée 8 devrait être bénéfique.

#### 4. Conclusions sur l'analyse selon Hayman

Malgré les limites propres au modèle théorique, et le fait que les conditions nécessaires à son utilisation ne soient pas très bien respectées dans le matériel étudié, l'analyse de HAYMAN apporte, toutefois, certaines précisions intéressantes.

— Les phénomènes d'épistasie semblent jouer un rôle important, excepté dans le fonctionnement du seed-index, de la ténacité et du poids capsulaire. S'ils concernent plus particulièrement l'hérédité de certaines variables, ils apparaissent de la même façon, plus liés à certaines structures génétiques (parents 7 et 8) qu'à d'autres.

Les interactions additivité  $\times$  additivité renforcent généralement les effets simples d'additivité et s'opposent aux interactions additivité  $\times$  dominance (rares) et dominance  $\times$  dominance (fréquentes).

La détermination du type d'épistasie, dupliqué ou complémentaire, intervenant au niveau d'une variable ou d'un croisement donné, permet d'essayer d'utiliser les effets dupliqués, qui contribuent à maintenir de meilleures performances de la génération  $F_1$  à la génération  $F_2$ .

— Malgré des taux d'héritabilité assez médiocres, les composantes génétiques sont toujours significatives ; elles montrent des valeurs souvent variables d'une répétition à l'autre, mais leurs moyennes conduisent, cependant, à l'établissement d'une classification des caractères, selon le degré moyen de dominance, à peu près identique à celle que donnait l'analyse de GRIFFING (LEFORT et SCHWENDIMAN, 1974 b).

— Le fonctionnement génétique des caractéristiques étudiées est en général complexe, ce qui n'est pas étonnant si l'on considère qu'elles sont les ré-

Tableau 8. — Etude des corrélations.

Caractères	Blocs	( $W_{R1} + V_{R1}$ ), Yr	( $W_{R2} + V_{R2}$ ), Yr	$W_{R1}$ , $V_{R1}$	$W_{R2}$ , $V_{R2}$	Yr, Fr	Yr, $H_{R2}$	$H_{R2}$ , Fr
Productivité	1	-0,75*	-0,55	0,58	0,93**	0,80*	-0,48	-0,49
	2	-0,91**	-0,14	0,44	0,59	0,85**	-0,69	-0,82*
	3	-0,97**	-0,17	0,85**	0,27	0,96**	-0,86**	-0,82*
Hauteur	1	-0,29	0,44	0,80*	0,76*	0,01	0,47	-0,79*
	2	-0,50	-0,69	0,86**	0,70*	0,64	0,45	0,21
	3	0,28	0,44	0,69	0,67	-0,39	0,20	-0,65
Précocité	1	0,94**	0,09	0,30	0,86**	-0,80*	0,25	-0,53
	2	0,41	-0,08	0,71*	-0,58	-0,30	-0,27	-0,42
	3	-0,40	0,09	0,88**	0,47	0,08	-0,22	-0,88**
Nombre fleurs	1	-0,02	-0,56	0,74*	0,67	0,20	-0,76*	-0,61
	2	-0,46	0,40	0,71*	0,25	0,12	-0,29	-0,73*
	3	-0,59	0,73*	0,27	0,76*	0,28	-0,34	-0,78*
Nombre capsules	1	0,77*	0,40	0,88**	0,58	-0,73*	0,41	-0,68
	2	-0,15	0,29	-0,21	-0,15	-0,02	0,18	-0,02
	3	-0,69	-0,54	0,32	-0,20	0,76*	-0,67	-0,63
Poids capsulaire	1	-0,67	0,20	0,86**	0,68	0,49	-0,10	0,14
	2	-0,12	0,11	0,81*	0,80*	0,05	0,14	-0,41
	3	-0,76*	0,38	0,86**	0,42	0,67	0,14	-0,02
Seed-index	1	-0,51	0,00	0,73*	0,45	0,43	-0,55	-0,95**
	2	-0,73*	-0,54	0,61	0,91**	0,69	-0,59	-0,56
	3	0,17	0,38	0,42	0,30	-0,21	0,34	-0,18
Rendement fibre	1	0,68	-0,15	0,93**	0,54	-0,37	0,18	0,05
	2	-0,07	-0,10	0,81*	0,66	0,10	0,17	0,26
	3	-0,47	0,31	0,59	0,92**	0,31	-0,11	0,47
Longueur	1	-0,59	0,49	0,81*	0,28	0,42	-0,46	-0,62
	2	-0,83**	-0,83**	0,89**	0,76*	0,86**	-0,92**	-0,86**
	3	-0,45	-0,45	0,83**	0,82*	0,50	-0,11	0,31
Micronaire	1	-0,38	-0,53	0,94**	0,60	0,60	-0,42	-0,79*
	2	-0,54	-0,31	0,84**	0,35	0,57	0,39	0,69
	3	0,09	0,18	0,88**	0,63	-0,16	-0,38	-0,59
Ténacité	Stélomètre	1	-0,46	0,55	0,67	0,43	-0,40	-0,75*
		2	0,01	0,87**	0,78*	-0,44	0,10	-0,43
		3	0,95**	0,67	0,92**	-0,94**	0,46	-0,46
	Pressley	1	-0,41	-0,34	0,83**	0,87**	-0,49	-0,96**
		2	0,65	0,10	0,89**	0,05	-0,17	-0,15
		3	0,76*	0,59	0,92**	0,76*	0,62	-0,82*
Allongement	1	-0,64	-0,68	0,88**	0,39	0,81*	0,44	0,70
	2	-0,01	0,67	0,70*	0,84**	-0,46	0,40	-0,58
	3	0,39	0,06	0,66	0,86**	0,29	0,06	-0,80*

sultantes de nombreuses caractéristiques plus fines. Il est rare de trouver une dominance unidirectionnelle (productivité, longueur et ténacité seulement). Cependant, les perturbations et les anomalies observées peuvent suggérer certains éléments d'utilisation; ainsi, la lignée 7 pourrait-elle apporter des gènes de petite taille, sans affecter la productivité.

#### IV. — CONCLUSIONS GÉNÉRALES DE L'ÉTUDE DU MATÉRIEL TRIPLE-HYBRIDE

L'étude de ce matériel végétal, réalisée en trois phases, nous fournit ainsi un grand nombre d'éléments d'information, très utiles pour l'établissement des schémas de sélection devant permettre de poursuivre son amélioration (relations de dépendance et d'antagonisme entre les caractéristiques, étude des balances génétiques, décomposition des effets génétiques).

Au niveau des génotypes dont on dispose, l'analyse des lignées parentales et des croisements conduit à des regroupements par profils phénotypiques, puis génotypiques, qui permettent d'établir les choix de départ.

Enfin, une conclusion importante réside dans le caractère malgré tout plus intraspécifique qu'interspécifique du matériel.

Les deux premières parties de l'étude suggéraient plusieurs voies possibles d'amélioration:

— Sélection en lignée pure de la lignée 4.

— Croisement des lignées présentant individuellement les meilleures AGC, et tentative (que nous avons vue, *a priori*, possible) de réunir les meilleures AGC et les meilleures ASC.

contrairement à ce qui se passe généralement lorsque l'on cherche à réduire la hauteur des plantes.

— L'estimation du potentiel d'amélioration semble indiquer que le poids capsulaire, le seed-index, le rendement-fibre et la ténacité sont les variables les plus susceptibles de progrès importants.

— Recombinaison entre les producteurs de variabilité (lignées 5, 6, 7 et 8) et les producteurs d'adaptation (lignées 1, 2, 3 et 4).

L'étude de l'épistasie et du fonctionnement génétique des caractères corrobore les conclusions issues de l'analyse des aptitudes à la combinaison. Elle met en évidence l'intérêt pratique des phénomènes d'interactions non alléliques du type dupliqué; elle suggère, enfin, le mode d'utilisation de l'originalité génétique de certaines lignées ou croisements.

En ce qui concerne la méthodologie utilisée, nous pouvons dire que, partant d'un matériel cotonnier, apparemment bien stabilisé, et dont il est possible d'obtenir une génération tous les six mois, nous avons pu, en dix-huit mois, en réaliser l'investigation approfondie et établir les éléments de son plan d'amélioration. L'adjonction aux analyses de GRIFFING et d'HAYMAN de l'analyse multivariable des lignées parentales s'est révélée très performante. Ces calculs, appliqués également aux générations  $F_1$  et  $F_2$ , devraient conduire à l'obtention d'autres informations précieuses.

#### BIBLIOGRAPHIE

- CRUMPACKER D.W. et R.W. ALLARD, 1962. — A diallel cross analysis of heading date in wheat. *Hilgardia*, 32, 275-318.
- DEMARLY Y., 1972. — Commentaires sur les aptitudes à la combinaison. *Ann. Amélior. Plantes*, 22, 187-200.
- GRIFFING B., 1956. — Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing systems. *Australian J. Biol. Sci.*, 9, 463-493.
- HAYMAN B.I., 1954. — The theory and analysis of diallel crosses. *Genetics*, 39, 789-809.
- HAYMAN B.I., 1957. — Interaction, heterosis and diallel crosses. *Genetics*, 42, 336-355.
- HAYMAN B.I., 1958. — The theory and analysis of diallel crosses II. *Genetics*, 43, 63-85.
- HAYMAN B.I., 1960. — The theory and analysis of diallel crosses III. *Genetics*, 45, 153-172.
- JANA S., 1971. — Simulation of quantitative characters from qualitatively acting genes. I. Nonallelic gene interactions involving two of three loci. *Theor. and appl. Genetics*, 41, 216-226.
- JANA S., 1972. — Simulation of quantitative characters from qualitatively acting genes. II. Orthogonal subdivision of hereditary variance in two-locus genetic systems. *Theor. and appl. Genetics*, 42, 119-124.
- JINKS J.L., 1954. — The analysis of continuous variation in a diallel cross of *Nicotiana rustica*. *Genetics*, 39, 767-788.
- KAMMACHER P., 1965. — Etude des relations génétiques et cytogénétiques entre génomes voisins du genre *Gossypium*. Thèse Doct. ès Sci., Univ. Paris. I.R.C.T., Paris.
- LEFORT P.L. et J. SCHWENDIMAN, 1974 a. — Etude d'un matériel d'origine triple-hybride *Gossypium hirsutum* × *G. arboreum* × *G. raimondii*. I - Application de l'analyse multivariable à la description des lignées de base. *Cot. Fib. trop.*, 29, 3, 307-318.
- LEFORT P.L. et J. SCHWENDIMAN, 1974 b. — Etude d'un matériel d'origine triple-hybride *Gossypium hirsutum* × *G. arboreum* × *G. raimondii*. II - Hétérosis, inbreeding et aptitudes à la combinaison. *Cot. Fib. trop.*
- MATHER K., 1949. — Biometrical genetics. Methuen & Co. London, 162 pp.
- MATHER K., 1967. — Complementary and duplicate gene actions in biometrical genetics. *Heredity*, 22, 97-103.
- NEDLER J.A., 1953. — Statistical models in biometrical genetics. *Heredity*, 7, 111-119.
- PANDEY K.K., 1974. — Elimination of heterozygosity and efficiency of genetic systems. *Theor. and appl. Genetics*, 44, 199-205.



## SUMMARY

The present article reports the utilization according to HAYMAN's pattern, of the data issued from the diallel cross between eight lines representative of the material variability. It is the continuation of the same data analysis according to GRIFFING and to the comparative study of the parents with the methods of the multivariable analysis.

After a very practical presentation of HAYMAN's method, we mention the critical notes written by some authors on the subject.

Despite of the pattern limitations, and of the numerous material deviations as compared with HAYMAN's hypotheses, this analysis provides valuable information data:

— broadly speaking, importance of epistasy phenomena. They seem however to concern more some genetic characters or structures than others. They tend to reinforce the effects of additivity. On the contrary, the interactions additivity  $\times$  additivity and dominance  $\times$  dominance are opposed to each other. The interaction additivity  $\times$  dominance appears to exert weak effects. The study of individual deviations gives indications for selection of the duplicated

epistasy type, permitting to maintain better performance in  $F_2$  than the complementary type.

— heritability is often poor, but nevertheless the genetic components are always significant. Their study leads to conclusions very closely related with those brought forth from GRIFFING's analysis.

— the genetic working of the characters studied is rarely simple but the non-conformity itself of the material toward the patterns provides useful data.

— the prudent estimation of the improvement potential seems to indicate the progress possibilities, in particular for boll weight, seed index, fiber yield and strength.

In short, this study, made in three phases, has permitted to investigate thoroughly and rapidly the material and provided the elements for establishing the plan in view of pursuing its improvement. However, HAYMAN's pattern, more expressive, is often more awkward to interpretate than that of GRIFFING. The two methods provide information data which are equally useful. The adjunction to these two analyses, now classical, of the comparative study of the parents by the methods of the multivariable analysis, has proved to be highly effective.

## RESUMEN

El presente artículo informa sobre la explotación, según el modelo de HAYMAN, de los datos procedentes del cruce dialélico entre ocho razas representativas de la variabilidad del material. Es una continuación del análisis de los mismos datos según GRIFFING, y del estudio comparativo de los padres por los métodos del análisis multivariable.

Después de una presentación, muy práctica, del método de HAYMAN, citamos las críticas que algunos autores han hecho a este propósito.

A pesar de los límites del modelo, y de las numerosas desviaciones del material con relación a las hipótesis de HAYMAN, este análisis aporta elementos de información preciosos:

— importancia, de modo general, de los fenómenos de epistasia que parecen, sin embargo, concernir más ciertos caracteres o ciertas estructuras genéticas que otros. Tienden a reforzar los efectos de aditividad. Al contrario, las interacciones de aditividad  $\times$  aditividad y dominancia  $\times$  dominancia se oponen. Las interacciones de aditividad  $\times$  dominancia muestran efectos débiles. El estudio de las desviaciones individuales proporciona indicaciones para la selección del tipo de epistasia duplicado, permitiendo la conservación en  $F_2$  de mejores performances que el tipo

complementario.

— la herenciabilidad es a menudo mediocre, pero los componentes genéticos son a pesar de todo siempre significativos. Su estudio conduce a conclusiones muy próximas de las deducidas del análisis de GRIFFING.

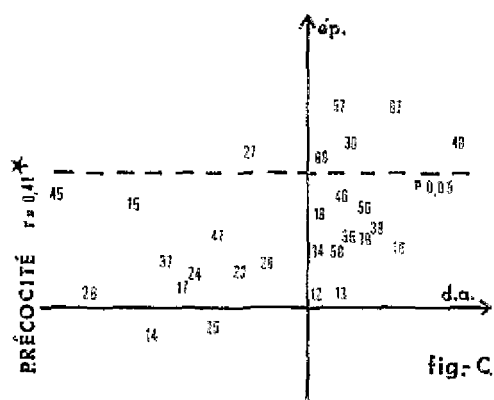
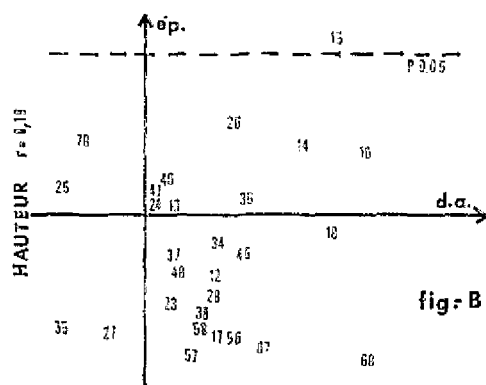
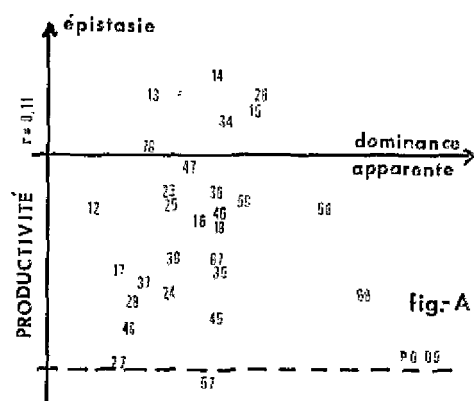
— el funcionamiento genético de los caracteres estudiados es con muy poca frecuencia simple, pero la propia no conformidad del material con respecto a los modelos procura informaciones útiles.

— la estimación, prudente, del potencial de mejoramiento, parece indicar posibilidades de progreso sobre todo con respecto al peso capsular, al seed-index, al rendimiento-fibra y a la tenacidad.

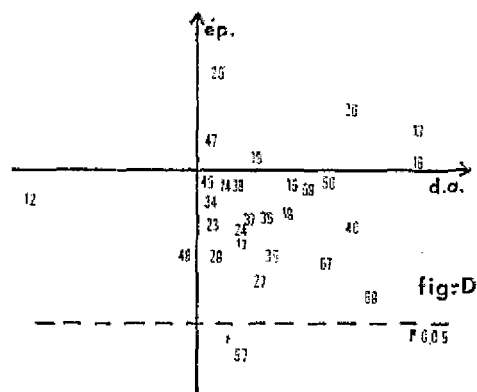
En definitiva, este estudio, realizado en tres fases, ha permitido una investigación profunda y rápida del material, y da los elementos para el establecimiento del plan de prosecución de su mejoramiento. El modelo de HAYMAN, más expresivo, es, sin embargo, a menudo más difícil interpretar que el de GRIFFING. Los dos métodos aportan informaciones igualmente útiles. La asociación a esos dos análisis, ahora clásicos, del estudio comparativo de los padres por los métodos del análisis multivariable, ha dado excelentes resultados.



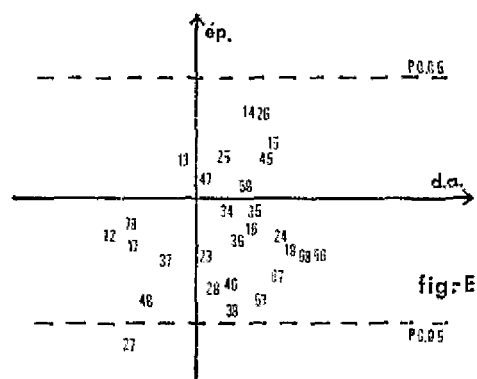
ANNEXES



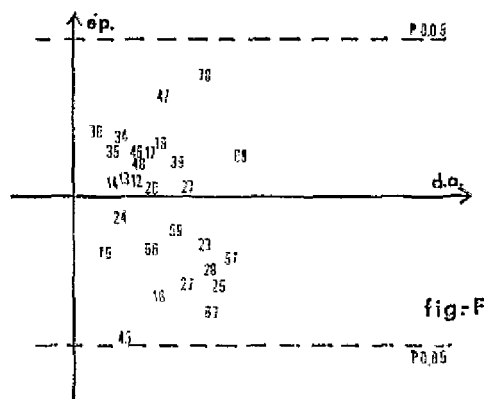
NOMBRE DE FLEURS  $r = 0.11$



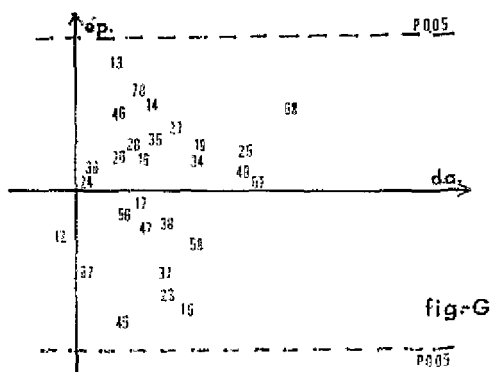
NOMBRE DE CAPSULES  $r = 0.28$

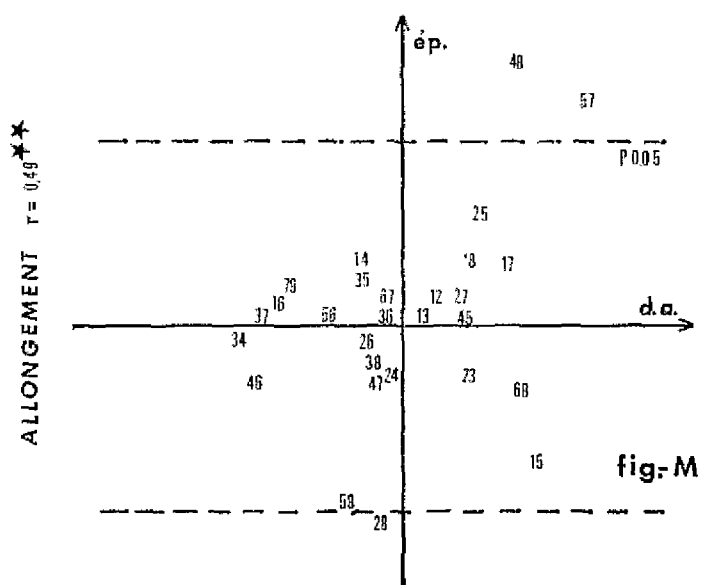
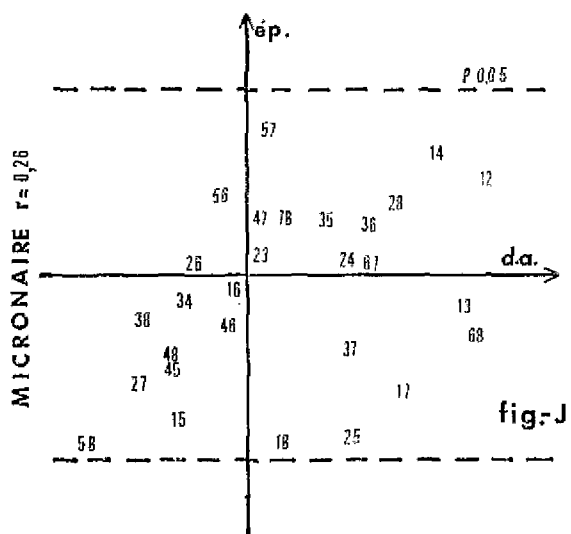
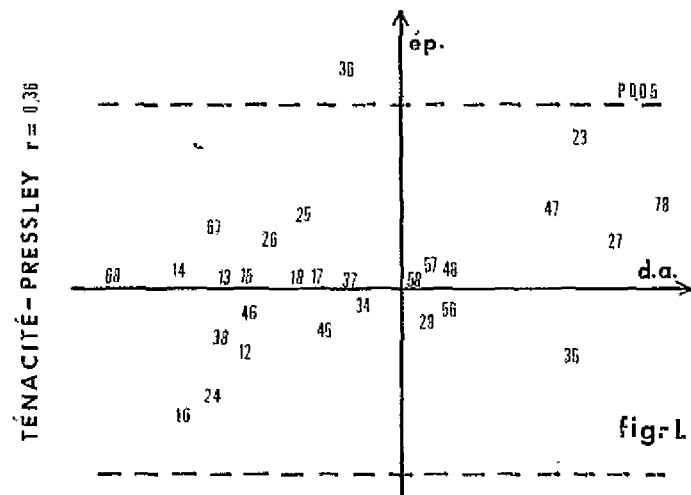
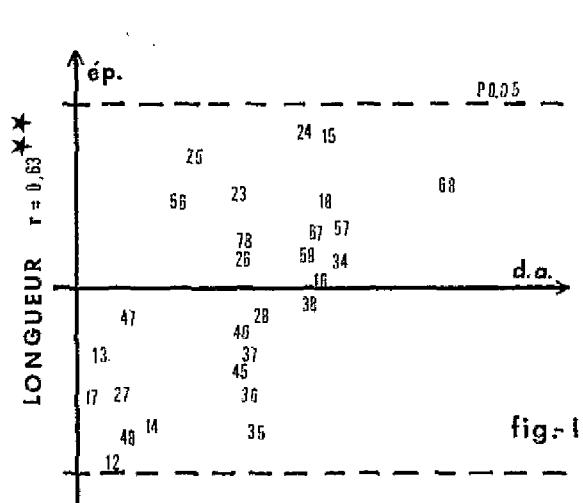
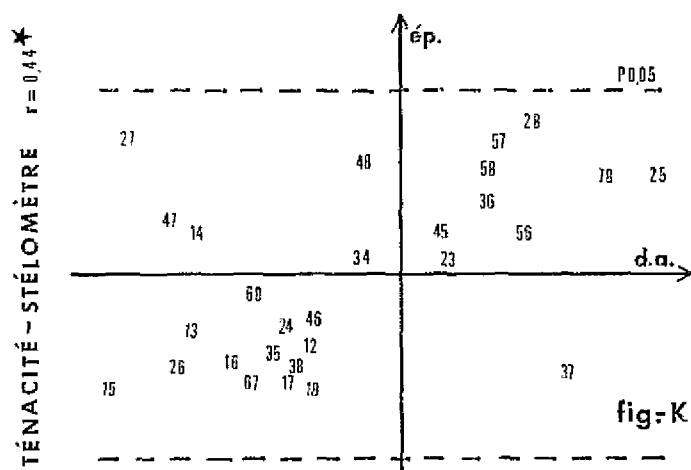
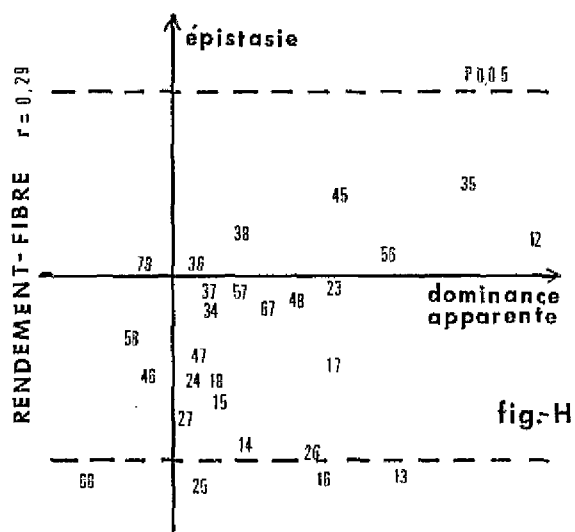


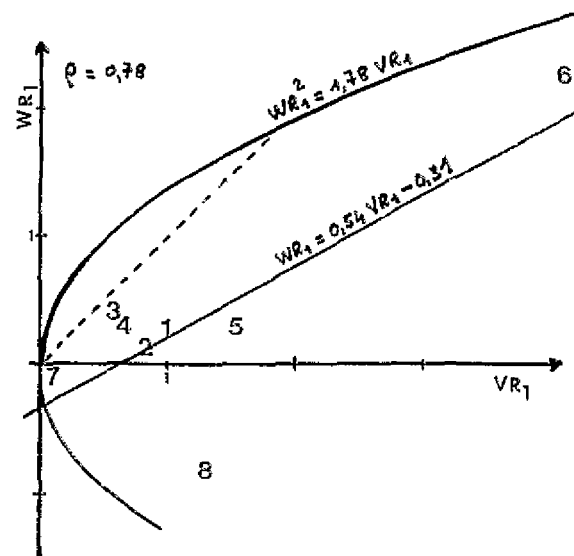
POIDS CAPSULAIRE  $r = 0.32$



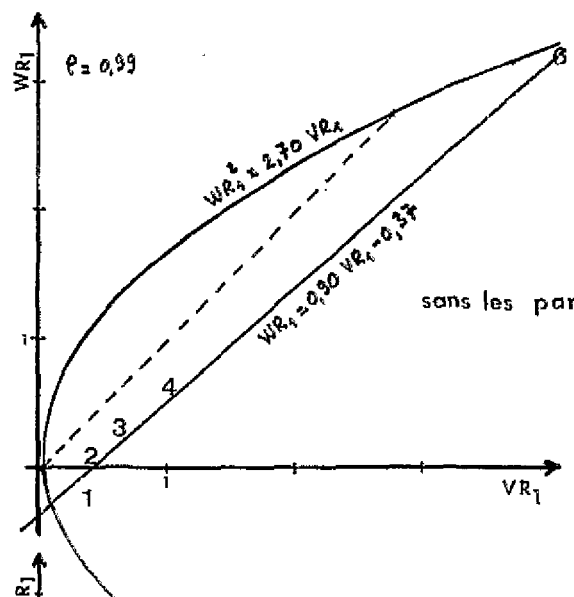
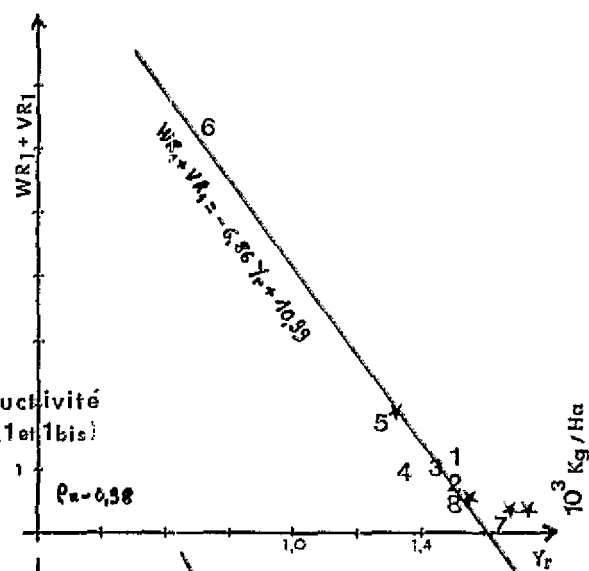
SEED-INDEX  $r = 0.17$





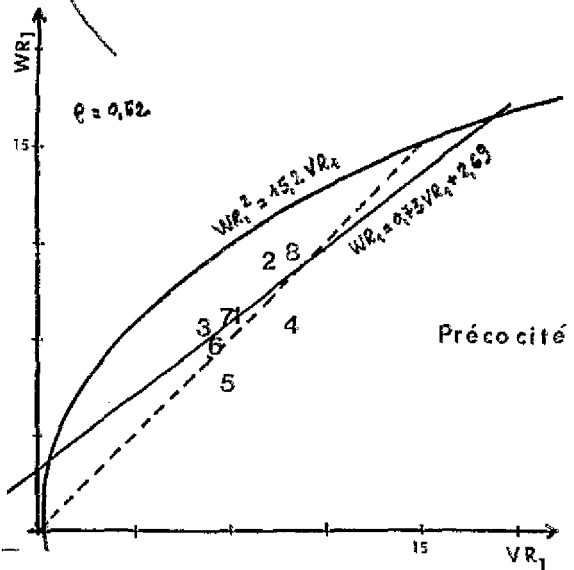
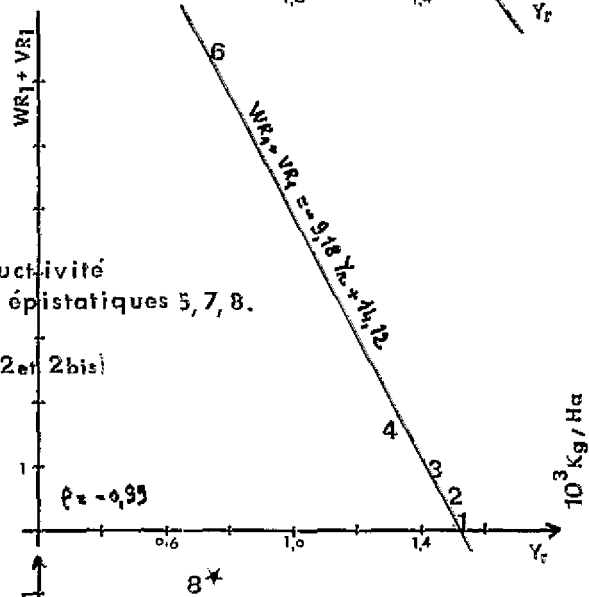


Productivité  
(FIG.1 et 1bis)

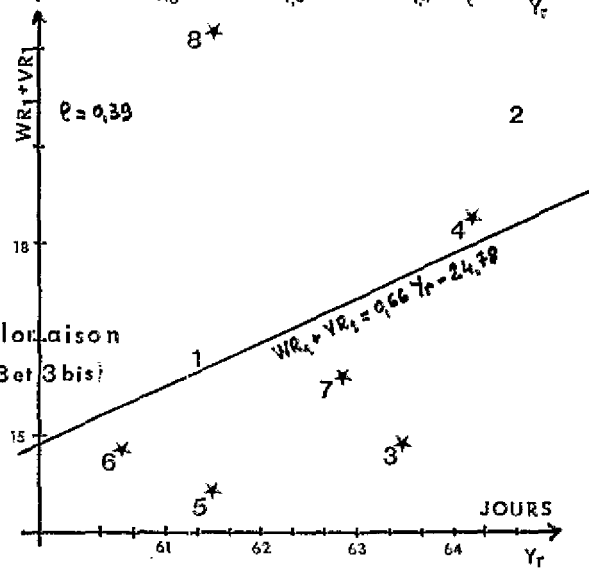


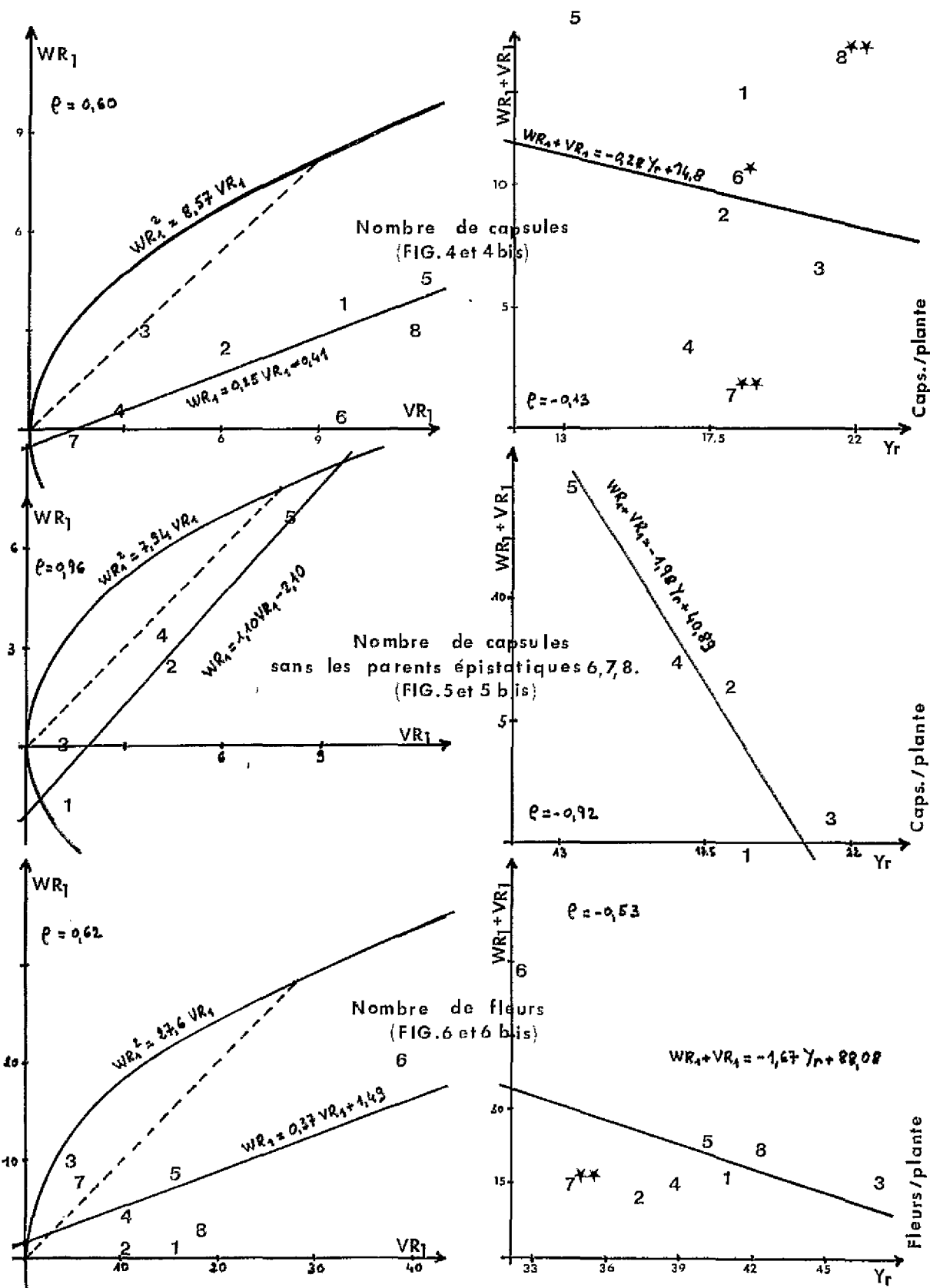
Productivité  
sans les parents épistatiques 5, 7, 8.

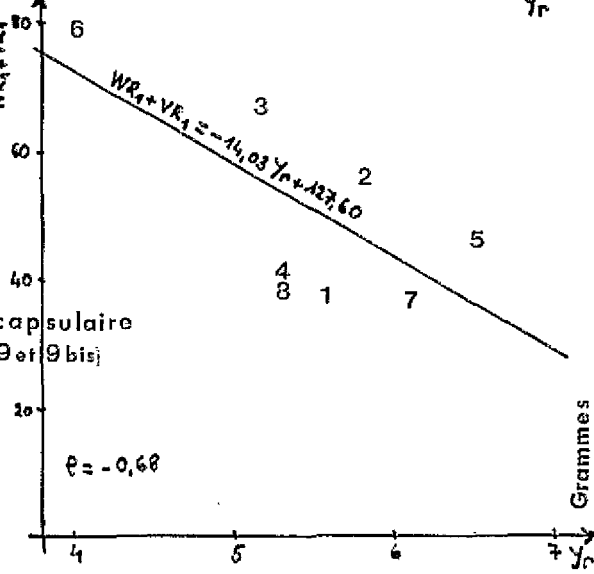
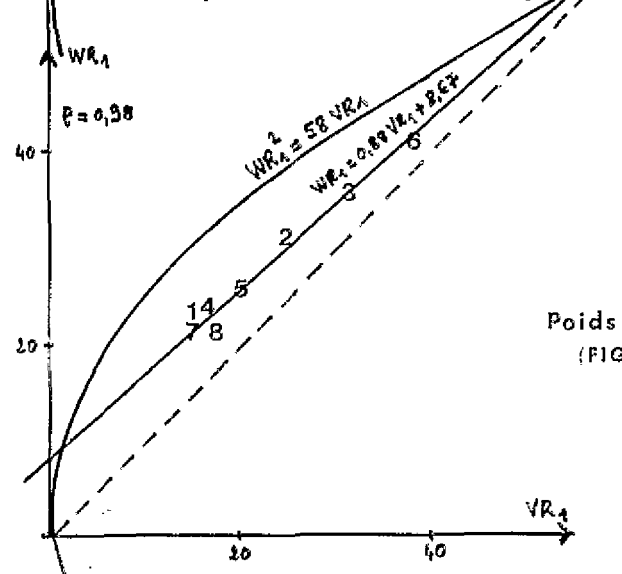
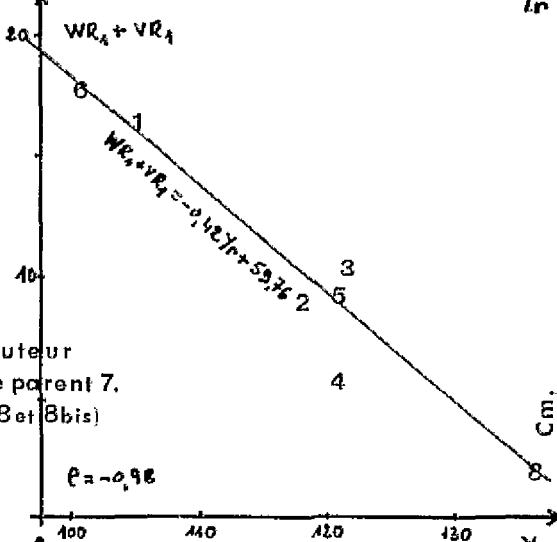
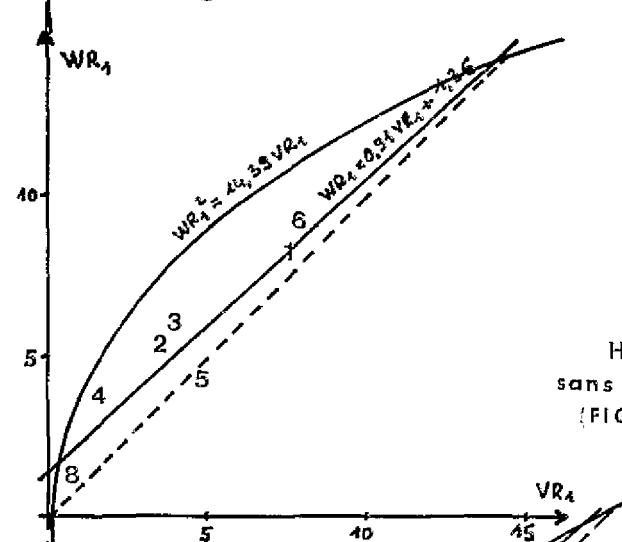
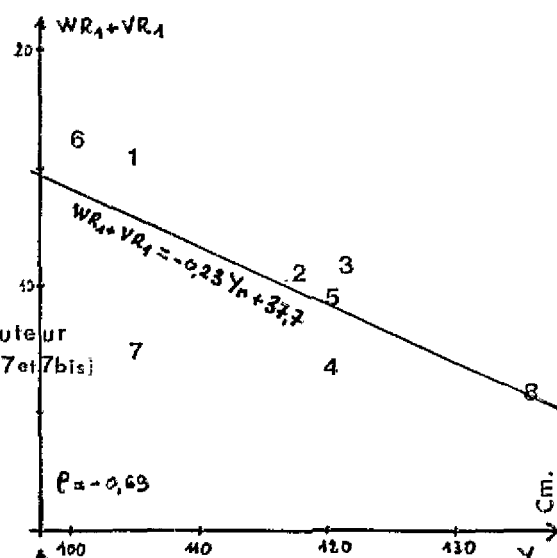
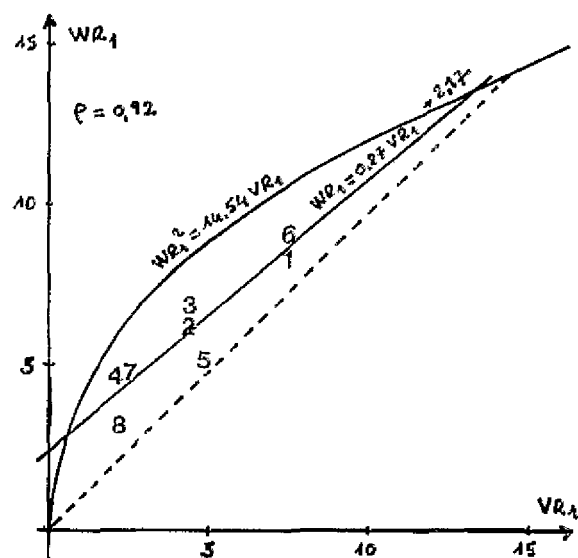
(FIG.2 et 2bis)



Précocité de floraison  
(FIG.3 et 3bis)







Hauteur  
(FIG 7 et 7bis)

Hauteur  
sans le parent 7.  
(FIG. 8 et 8bis)

Poids capsulaire  
(FIG. 9 et 9bis)

Grammes



